УДК 599.0—15

В. А. Межжерин, И. Г. Емельянов, О. А. Михалевич

АСПЕКТЫ СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЯ ЭКОЛОГИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА УКРАИНЕ

В настоящее время исследования в области экологии развиваются в трех основных направлениях, охватывающих организменный, популяционный и экосистемный уровни организации. Такое разделение было обусловлено исторически, так как экология в своем развитии прошла ряд последовательных этапов. На первом этапе в центре внимания оказывается взаимодействие организма с конкретным фактором среды, что в конечном итоге приводит к возникновению экологической физиологии. При этом характер взаимодействия оценивается через физиологическое состояние организма, что позволяет вскрыть физиологические основы приспособлений животных к условиям существования. Последнее позволяет рассматривать экологическую физиологию в качестве составной части аутэкологии (экологии организмов). Главным объектом исследования, и это необходимо подчеркнуть сразу, в ней выступает не организм и не фактор среды, а их связь. Это с особой отчетливостью проявляется в первых же сформулированных принципах. Так, в принципе толерантности Шелфорда делается акцент не на количественной характеристике того или иного фактора или физиологическом состоянии организма, а выделяются взаимодействия организма с факторами среды, которые могут рассматриваться в качестве оптимальных или пессимальных. Отметим, что выделение таких взаимодействий является центральной задачей любого аутэкологического исследования, которое не может считаться завершенным, если характер взаимосвязи не был оценен через призму принципа толерантности.

Дальнейшее изучение взаимодействия организма с фактором среды показало, что одно и то же его значение может существенно изменять характер взаимосвязи, если учитываются взаимоотношения с другими факторами среды или другими организмами. А это приводит к необходимости исследовать взаимодействия совокупностей организмов с совокупностью факторов среды. В результате экология делает следующий шаг на пути своего развития, который приводит к возникновению популяционной экологии. Главными ее задачами становится изучение пространственной, половой и возрастной структуры популяций, потенциалов роста и регуляции численности, а также емкости среды. Здесь руководящим является утверждение, что популяция устанавливает большое число взаимосвязей с окружающей средой, но среди всей совокупности этих взаимосвязей есть такая (такие), которая удерживает систему в стационарном состоянии. Выделение такой (таких) связи следует считать результатом проникновения в экологию представления о существовании лимитирующих факторов. Поэтому популяционно-экологическое исследование всегда оказывается направленным на выделение той взаимосвязи, которая обеспечивает поддержание системы в стационарном состоянии. Это прежде всего проявляется в исследованиях, посвященных динамике численности.

Исследование закономерностей, присущих популяциям, в конечном итоге, приводит к выводу, что любая популяция сама по себе не может обеспечить поддержание стационарного состояния, так как элементарной единицей, способной к самостоятельному существованию, следует считать более крупное объединение — экосистему (Allee et al., 1949)*. Причем это объединение должно быть такого типа, при котором совокупность популяций различных видов живых организмов упорядочена в цепи питания и обеспечивает круговорот веществ с использованием энергии солнечного излучения. В исследованиях такого рода центральное место занимает изучение трофических взаимосвязей, посредством которых обеспечиваются перенос вещества и энергии с одного трофического уровня к другому и поддержание биотического круговорота веществ. Поэтому основной задачей этих исследований следует считать познание совокупностей взаимосвязей, обеспечивающих сбалансированность экосистемных процессов.

Начало эколого-физиологическим исследованиям на Украине было положено П. А. Свириденко и его школой, при этом ведущее значение придавалось изучению роли обонятельного рецептора в пищедобывательной деятельности грызунов (Свириденко, 1940; Свириденко, Гиренко,

* В настоящей статье популяция рассматривается только как компонент экосистемы, хотя существование в структуре живой природы двух систем интеграции — видовой и биогеоценотической — позволяет одновременно считать популяцию частью целостного вида (Наумов, 1973; Шварц, 1980).

1951; Свириденко, Нашиванко, 1951). Новый импульс экологическая физиология получает в связи с организацией кафедры экспериментальной экологии животных при Харьковском государственном университете, которую возглавил Н. И. Калабухов. Здесь в центре внимания оказалось изучение сезонных изменений в организме грызунов, результаты которого нашли свое отражение в специальной монографии (Калабухов, 1969). Это направление стало ведущим в последующих исследованиях, хотя оно и приобрело достаточно специфические оттенки. Именно из него выделилось направление, связанное с изучением критических (предельных) и оптимальных размеров тела млекопитающих.

Хорошо известно, что самым мелким млекопитающим постоянно угрожает переохлаждение, а самым крупным — перегревание. Высокая интенсивность потребления пищи и крайне ограниченные возможности для голодания делают мелких млекопитающих чрезвычайно зависимыми от их кормовой базы. Однако эта зависимость представляет собой временну́ю функцию, т. е. здесь важна концентрация пищи во времени. На первый взгляд, крупные млекопитающие проявляют меньшую зависимость от кормовой базы, так как они способны переносить длительное голодание. Будучи малозависимыми от концентрации пищи во времени, они сильно зависят от ее концентрации в пространстве. Именно в связи с этим крупные млекопитающие осуществляют значительные пространственные перемещения. Недооценка того, что мелкие млекопитающие, проигрывая в расстоянии (способность к дальним перемещениям крайне ограничена), все же выигрывают во времени (оставляют потомство раньше), а крупные, выигрывая в расстоянии, проигрывают во времени, часто приводит к формулировке научно несостоятельных задач. Поэтому хотелось бы уже здесь подчеркнуть, что учет пространственно-временной дифференциации живого следует считать важнейшей задачей не только эколого-физиологических исследований.

В связи с тем, что отношение к пространству — времени принципиально различно (альтернативно) у наиболее крупных и самых мелких млекопитающих, возникает проблема оптимальных размеров тела и оптимального энергетического обмена, т. е. определение таких размеров, при которых разрыв между выигрышем во времени и в пространстве оказывается наименьшим. О том, что такие размеры существуют, убедительно свидетельствуют исследования Мак-Наба (McNab, 1980), который одновременно рассмотрел питание, энергетику и популяционную биологию млекопитающих. В результате он пришел к выводу, что метаболизм млекопитающих зависит от многих причин, но ведущей является масса тела. Именно эта характеристика является тем вектором, вокруг которого происходят закономерные адаптивные изменения.

Выраженная связь существует между метаболизмом и скоростью воспроизводства. При одной и той же массе тела скорость воспроизводства больше у тех животных, которые имеют более высокий уровень метаболизма. Нужно отметить, что метаболизм существенно различается даже у видов, ведущих сходный образ жизни или близких в систематическом отношении. Это свидетельствует о том, что метаболизм таксономической или экологической группы не может быть описан аллометрической или линейной зависимостью, что прямо указывает на дискретность этих групп и на наличие в их пределах энергетически оптимальной массы тела.

Существование энергетических уровней и оптимальных размеров (с которыми совпадает энергетический оптимум и которые близки к среднему геометрическому размерного ряда энергетического уровня) вытекает из «принципа энергетического баланса» (Калабухов, 1946), пришедшего на смену старых представлений, сформулированных в форме так называемого «правила поверхности». В настоящее время это направление интенсивно развивается в мировой науке (Johnston, Fleischer, 1981; Ziolko, Kozlowski, 1983).

Оптимизация энергетического баланса достигается за счет сочетанного разнообразия, универсальной оценкой которого выступает энергия. Само же разнообразие создается в процессе дифференциального использования пространства — времени, а поэтому добиваться сочетанного разнообразия необходимо таким образом, чтобы учитывались и эти показатели.

В методологическом плане изучение объектов материального мира должно исходить из необходимости анализа меры вещества, меры движения, а на завершающем этапе — единства меры вещества и движения. В качестве меры вещества в биоэнергетических исследованиях выступают весовые показатели животного и количество потребленного им кислорода. Показателем меры движения является отношение, так как оно — суть движение. Поэтому, относя одну меру вещества к другой, например, количество потребленного кислорода к массе тела, мы уже осуществляем переход к мере движения. Чтобы осуществить переход к мере вещества и движения, необходимо каким-то образом объединить их меры. Это объединение наиболее целесообразно осуществить путем перемножения, так как энергию всегда можно представить в виде произведения двух сомножителей, один из которых описывает интенсивность расходования или накопления энергии, а второй характеризует количественные результаты этого процесса. В связи с этим потенциальная квазиэнергия представляет собой показатель, характеризующий единство вещества и движения и энергетическую оценку этого единства.

В современных эколого-физиологических исследованиях значительное внимание уделяется изучению механизмов поддержания энергетического баланса организма, имеющих специфические особенности у различных групп животных. Фундаментальным механизмом производства тепла у высших позвоночных служит окислительное фосфорилирование, сопровождающееся образованием АТФ. Другим дополнительным источником для производства тепла служат мышечная дрожь и работа мускулатуры при переходе к активному состоянию. Кроме того, у млекопитающих имеется бурая жировая ткань, которая специализировалась именно на производстве тепла, т. е. является термогенной тканью. В частности, для териологов особый интерес представляет изучение этой ткани у мелких млекопитающих, в термогенезе которых она играет существенную роль на протяжении всей жизни (Пантелеев, 1983). Таким образом, у ряда видов млекопитающих термогенез может осуществляться как при образовании и разложении АТФ, так и при сжигании триглицеридов в бурой жировой ткани.

В связи с исследованиями биоэнергетики землероек возникла гипотеза, согласно которой зимой у бурозубок происходят перераспределение потоков энергии (бо́льшая ее часть направляется в бурую жировую ткань) и замена субстратов окисления (основной формой запасаемой и используемой энергии становятся жирные кислоты). Одновременно с этим преобразуется и характер термогенеза: в состоянии покоя основной системой, обеспечивающей производство тепла, становится бурая жировая ткань, а при переходе к двигательной активности поддержание постоянной температуры тела обеспечивает мускулатура. Такое переключение термогенеза сопровождается изменениями в характере резервирования энергии: в состоянии покоя энергия направляется в мускулатуру, а в период двигательной активности — в бурую жировую ткань. Чередуя переходы из состояния покоя к двигательной активности и меняя частоту этих переходов, животные, видимо, могут изменять характер потребления пищи и накопления энергии. Такое предположение вносит существенные изменения в ставшие уже привычными представления об энергетике организмов.

Согласно «правилу поверхности» считается, что с увеличением размеров тела способность к поддержанию теплового равновесия возрастает. Изложенный выше подход позволяет до некоторой степени понять, каким образом бурозубкам удается использовать иную возможность оптимизировать тепловое равновесие и энергетический баланс — на фоне снижения температуры окружающей среды они уменьшают размеры тела (Dehnel, 1949).

Принципиально важной для поддержания энергетического баланса, по-видимому, является также минимизация времени на переход из одного физиологического состояния в другое при сравнительно невысоком потреблении пищи. Возрастание частоты переходов, сопровождающееся более интенсивным потреблением пищи, дает возможность резервировать избыточное количество энергии. При этом важнейшими условиями функционирования организма являются не пребывание в каком-то одном состоянии, а переходы из одного состояния в другое, так как энергетический баланс живого организма обусловливается частотой этих переходов.

Близким к этим проблемам следует считать изучение биоритмов, как основы проявления адаптации. О значении этой проблемы свидетельствует тот факт, что биоритмология выделилась в самостоятельный раздел биологии — хронобиологию. Ее появление не исчерпывает всей проблемы биоритмов, так как она рассматривает биологический ритм в качестве специфической системы отсчета времени. Поэтому перед экологической физиологией продолжает стоять задача познания природы ритмов и процессов переключения физиологических механизмов при меняющихся условиях среды. Важным вкладом в решение этой проблемы следует считать разработку положения, согласно которому выраженный сезонный ритм характеризуется чередованием работы механизмов экзогенной и эндогенной регуляции.

Все более интенсивное использование млекопитающих для решения хозяйственных задач и возрастающее антропогенное воздействие на них выдвигают в качестве важнейшей задачи изучение адаптаций млекопитающих к антропогенному ландшафту, клеточному содержанию и одомашниванию. На Украине эти задачи в настоящее время изучаются в ряде вузов и академических институтов (Салганский, 1967; Выскушенко, 1980; Евтушенко, 1980; Самарский и др., 1980; Копеин и др., 1982; Полушина, 1982; Архипчук, 1983). Правда, изучение адаптаций к антропическим факторам сталкивается с серьезными трудностями чисто познавательного плана. Объясняется это тем, что при изучении приспособлений организмов к естественной среде обитания всегда можно выделить ведущие тенденции, ибо изменения среды в целом характеризуются определенной направленностью. В современных условиях к естественным факторам добавляются другие, вызванные интенсивной преобразующей деятельностью человека, сила воздействия которых вполне сопоставима с первыми (Вернадский, 1940). При этом реакция биосистем в таких условиях часто не предсказуема.

Актуальным научным направлением необходимо считать изучение адаптивного поведения млекопитающих. На важность этого направления указывает следующее обстоятельство. Млекопитающие, будучи одним из наиболее молодых классов позвоночных животных, по числу видов уступают всем, за исключением земноводных. Наиболее вероятное объяснение этого может заключаться в том, что характеризуясь наиболее сложными формами высшей нервной деятельности, они чаще всего обеспечивают процесс своего приспособления к меняющимся условиям существования не путем преобразования своей морфологии, а путем изменения форм своего поведения, т. е. наиболее экономным образом. В результате при относительно малом числе видов они осваивают чрезвычайно разнообразные условия существования. И, если такое предположение верно, следует считать большим упущением, что в республике практически не развивается это направление.

Начало исследованиям популяционной экологии млекопитающих на Украине было положено книгой И. Г. Пидопличко «Вредные грызуны правобережной лесостепи Украины и значение некоторых групп для сельского хозяйства», которая была опубликована в 1930 г. Автором было отмечено, что характер динамики численности в разных популяциях одного и того же вида грызунов оказывается достаточно специфичным. Это положение в дальнейшем нашло свое отражение в формулировке основных направлений развития популяционной экологии млекопитающих в республике (Сокур, 1967), предусматривавших изучение структуры популяций (возрастной, половой, пространственной), их морфо-физиологических особенностей, характера приспособлений к меняющимся условиям среды и, наконец, динамики численности. Такие исследования и сегодня занимают важное место в работе сотрудников целого ряда академических институтов и вузов республики (Издебский, 1965; Пилявский, 1967; Дулицкий, Корми-

лицин, 1970; Крочко, 1970; Сахно, 1971; Турянин, 1972; Татаринов, 1973; Кормилицина, 1975; Булахов, 1977; Гайченко, 1977; Рева, Доценко, 1978; Корчинский, 1980; Лобков, 1980; Сокур, 1982 и др.).

Указанные выше исследования охватывают разные группы млекопитающих и ведутся на протяжении многих лет. Одновременно с регулярными учетами численности изучаются пространственная, возрастная и половая структуры популяций, характер воспроизводства и взаимодействие этих популяционных характеристик на разных фазах динамики численности. Это позволило получить важные результаты, вносящие существенный вклад в расширение представлений об особенностях адаптации животных к условиям обитания и понимание существа механизмов, лежащих в основе закономерностей динамики популяций. В частности, на примере наиболее массовых на территории республики видов грызунов установлены характер пространственного распределения и специфика перемещений животных в естественных и искусственных экосистемах при разной плотности населения. Анализ сезонных изменений структуры популяций позволил выяснить специфику адаптаций и различный характер морфо-функциональных приспособлений близких видов к существованию в разных экологических условиях. Последнее позволило подойти к оригинальному решению вопросов биоритмологии и, в частности, к вопросам возникновения и формирования сезонных ритмов у моно- и полициклических видов. Здесь до сих пор остается дискуссионным вопрос: следует ли популяционные эндо- и экзогенные механизмы регуляции рассматривать в качестве прямого отражения индивидуальных реакций или же они должны проявляться в качественно иных формах? Выяснение этого вопроса имеет важное значение не только для решения чисто экологических задач, но представляет большой интерес и в методологическом плане.

На примере мелких млекопитающих установлена взаимосвязь изменений фенотипической структуры и возрастного разнообразия с плотностью населения, что открывает возможность использования некоторых структурных характеристик для определения фаз динамики численности популяций. Проведены исследования по изучению экологии ряда охотничье-промысловых зверей и видов, внесенных в Красную книгу Украинской ССР (Корнеев, 1960; Карпенко, 1966; Галака, 1967; Берестенников и др., 1969; Крыжановский, 1969; Ельский, 1970; Крайнев, 1971; Евтушевский, 1974; Шевченко, 1974; Абеленцев, Шевченко, 1975; Горлинский, 1975; Болденков, Панов, 1976; Губкин, 1977; Разумовский, 1978; Волох, 1979; Гунчак, 1980; Гурский, 1982; Мясоедова, Куренная, 1982 и др.). Полученные результаты позволили разработать научно обоснованные рекомендации по оптимизации численности и рациональной эксплуатации полезных, ограничению численности вредных и сохранению редких и исчезающих видов млекопитающих на территории республики.

Изучение популяционной динамики, проявляющейся прежде всего в форме изменений ее количественного состава, привело к возникновению нового направления, которое можно назвать энергетикой популяций. Такая направленность исследований позволяет не только более глубоко познать функциональные особенности популяций, но и определить их место в функционировании всей экосистемы. Для этой цели сегодня используется несколько подходов, в числе которых широко применяются биохимические методы исследования, позволяющие определять количество углеводов и жиров, накопленных на конкретный момент времени (Золотухина, 1983; Горбенко, 1982). В других случаях для этой же цели используются метод морфо-физиологических показателей (Рогатко, 1968; Шевченко, 1969; Сологор, 1973; Филипчук, 1976) и методы прямой и непрямой калориметрии (Рудышин, 1978). Однако общим недостатком всех этих исследований следует считать то, что до сих пор нет единого принципа, который бы использовался при переходе от результатов, полученных при изучении отдельных организмов, к целостной популяции. Ведь совершенно ясно, что средние показатели, характеризующие содержание липидов или гликогена, индексов органов или потребления кислорода, не могут выступать в качестве адекватной характеристики популяции. Это объясняется тем, что одни и те же средние показатели могут быть результатом различного уровня потребления (расхода) энергии, если плотность популяции характеризуется различными значениями. Не решает полностью эту задачу и переход к квадратичным индексам или потенциальной квазиэнергии, так как и в этом случае не учитывается важнейшая характеристика популяции — ее плотность, от которой самым непосредственным образом зависит характер расхода (потребления) энергии. Все это дает основания считать, что показатели, характеризующие единство меры количества вещества и движения, определенные для усредненного организма, должны домно-

жаться на показатель плотности популяции. Такая операция позволит связать не только несколько различных характеристик, но и обеспечит выход на популяционный уровень.

Элементы экосистемной экологии млекопитающих можно встретить во всех ранних экологических исследованиях, проведенных на Украине (Иваненко, 1936, 1940). Однако выраженную направленность подобные исследования приобрели недавно, когда украинские экологи включились в Международную биологическую программу (Golley, Ryszkowski, Sokur, 1975). И хотя эти исследования были начаты около 20 лет назад, их развитие, несмотря на все возрастающее число участников, идет медленно. Это можно объяснить отсутствием какой-то единой руководящей идеи. Отсутствие такой идеи (подхода) приводит к тому, что сегодня разные исследователи избирают различные пути познания экосистемы и ее структурных компонентов.

Широкой популярностью пользуются методы машинного и математического моделирования. Причем часто дело представляется таким образом, что только моделирование способно обеспечить изучение сообществ. Это аргументируется тем, что натурный эксперимент по изучению структурно-функциональной организации сообществ почти во всех случаях является запретным с точки зрения охраны природы. Следовательно, остается единственное — модельный эксперимент. Однако заметим, что слабость подобного аргумента становится достаточно очевидной, если принять, что агробиогеоценология как раз и является экспериментальной биогеоценологией (Гиляров, 1980). Поэтому сопоставление естественных и искусственных экосистем дает в руки исследователей все необходимое для того, чтобы познать структурно-функциональную организацию любого сообщества. Такой сравнительный анализ широко используется в исследованиях некоторых украинских экологов. И, наверное, в силу этого на Украине до сих пор не получили широкого распространения методы машинного и математического моделирования. Эти исследования не развиваются, по-видимому, и по той причине, что моделирование стремится заменить наличие самой руководящей идеи поиском такой ситуации, при которой какие-то свойства модели совпадут с реальной ситуацией в экосистеме. Однако такое совпадение не дает никаких гарантий, что вся остальная совокупность взаимодействий в модели и в экосистеме также окажется совпадающей.

Широкие сопоставления экологии массовых видов грызунов, обитающих в естественных и искусственных экосистемах, позволили установить отличия в интенсивности размножения, темпах роста и развития, динамике полового и возрастного состава населения. В частности, отмечено, что увеличение фитомассы заповедной степи влечет за собой значительное повышение биомассы популяции общественной полевки. Богатая кормовая база обусловливает не только нарастание численности полевок, но и повышение в популяции относительного количества фенотипов, характеризующихся крупными размерами. При снижении фитомассы заповедной степи преимущество получают полевки мелких размеров, как энергетически более приспособленные к ухудшающимся кормовым условиям. Таким образом, подгонка биомассы потребителя к фитомассе осуществляется как путем изменения численности популяции, так и изменением размеров тела животных. Такая двойная регуляция обеспечивает процесс поддержания достаточно высокого уровня численности даже тогда, когда для популяции складываются неблагоприятные кормовые условия. Это дает основания считать, что в процессе переноса вещества и энергии популяция регулирует свою продуктивность в соответствии с продуктивностью других звеньев цепи, в связи с чем численность популяции в экосистеме подвергается двойному контролю: со стороны популяции жертвы и со стороны популяции хищника. Учитывая это, обычно делается вывод, что уровень численности каждой конкретной популяции определяется в конечном итоге трофическими взаимодей-

ствиями в цепях питания. Эта точка зрения хорошо подтверждается при использовании комплексных методов анализа.

Выше отмечалось, что в методологическом плане изучение объектов материального мира должно исходить из необходимости анализа меры вещества, меры движения и единства меры вещества и движения. В связи с этим можно считать, что плотность популяции потребителя не определяется только биомассой его пищи. Эта связь будет тем большей, чем более специализированным потребителем оказывается та или иная популяция. Но даже и в этом случае на плотность популяции существенное влияние будет оказывать не только биомасса, но и такие показатели как доступность и разнообразие кормов. Это хорошо подтвердилось при изучении связи показателей плотности популяций мелких грызунов грабовой дубравы Каневского заповедника с показателями их кормовой базы.

В качестве показателей кормовой базы были взяты количество семян граба в подстилке и состояние травянистого покрова. Основываясь на том, что в подстилке одновременно встречаются целые и остатки съеденных семян граба, которые могут создавать существенные трудности при поиске первых, было высказано предположение, что при случайном поиске вероятность отыскания будет существенно усложняться, если концентрация целых семян будет падать. Поэтому важно учитывать не только биомассу целых семян, но и отношение числа целых семян к съеденным. В результате, имея два показателя, один из которых характеризует количество целых семян (выступает в качестве меры вещества), а другой — их концентрацию (выступает в качестве меры движения), можно осуществить переход к третьей величине (произведению числа целых семян на их концентрацию). Эта величина была названа показателем доступности семян.

При характеристике состояния травянистого покрова, кроме его биомассы и показателя видового разнообразия, было рассчитано их произведение. Этот последний показатель получил название эффективной биомассы, так как можно ожидать, что состояние кормовой базы определяется не только количеством, но и качеством пищевых объектов. Последнее должно быть связано с показателем видового разнообразия, который позволяет учесть как видовое богатство сообщества, так и равномерность распределения значимости между видами, входящими в сообщество. В дальнейшем были рассчитаны коэффициенты корреляции между всеми этими показателями и плотностью популяций мелких грызунов. Результаты этого анализа дали ответ на многие вопросы. Во-первых, у трех видов грызунов (желтогорлой мыши, рыжей полевки и подземной полевки) четко обозначились их трофические ниши. Во-вторых, стало ясно, что типично семеноядный вид (желтогорлая мышь) осуществляет неслучайный поиск семян. В-третьих, выяснилось, как ликвидируется конкуренция из-за семян между желтогорлой мышью и рыжей полевкой.

В большинстве экологических исследований, проводимых не только на Украине, наибольшее значение придается изучению трофики. Как правило, в трофологических работах внимание концентрируется только на трофических связях какого-либо одного вида животных. Примеры исследований подобного рода бесчисленны. Очень редко в исследования вовлекаются близкие в таксономическом отношении виды и почти отсутствуют (точнее сказать, их просто нет) работы, посвященные исследованию хотя бы одного трофического уровня в целом. Исключением здесь могут быть работы по трофическим взаимосвязям хищных птиц.

Понятно, что исследовать все многообразие трофических и не только трофических взаимосвязей даже в очень простых сообществах практически невозможно. Но, если акцентировать внимание на доминирующих видах, то можно получить очень интересные результаты, где в табличной или графической форме представлены взаимосвязи между отдельными видами сообщества. К решению этой проблемы можно подойти и другим образом, положив в основу представления об энергетически оптимальной массе тела, энергетических уровнях и потенциальной квазиэнергии. Такой анализ привел к нескольким следствиям, которые могут быть легко проверены. Так, следствие первое гласит, что на одной территории совместно может обитать не более шести видов животных, принадлежащих к одному роду. Следствие второе утверждает, что популяции видов, обитающих совместно, должны различаться по своим оптимальным размерам.

Существует немало способов косвенной оценки структуры сообществ. Наиболее формальным показателем в данном случае может служить показатель сопряженности видов. Для его расчета используются критерий «хи-квадрат», тетрахорический показатель связи или коэффициент сопряженности Коула. С математической точки зрения эти показатели очень сходны между собой и все они позволяют оценить, как распределяются в сообществе (или в сообществах) два вида: независимо друг от друга или же сопряженно. Когда мы говорим о сопряженности в пределах одного сообщества, то чаще всего имеем в виду пространственную близость обитания. Когда же речь идет о разных сообществах, то устанавливается вероятность совместного обитания разных видов в каждом из сообществ. Положительная сопряженность чаще всего означает, что виды или зависят друг от друга, или же они сходным образом реагируют на вариации среды. Отрицательная сопряженность (избегание) означает либо, что один из видов каким-то образом вытесняет другой, либо, что данные виды по-разному реагируют на неоднородность среды. Так как в данном случае сам характер взаимосвязей между видами часто не известен, эти показатели являются формальными и лучше всего характеризуют не отдельные виды, а сообщество в целом. Хотя сбор материалов для подобных исследований не представляет больших трудностей, в териологии они практически отсутствуют. Следует заметить, что программы для расчета названных показателей имеются в книге Л. И. Францевича (1980).

Особый интерес при исследовании структуры сообществ представляет понятие «экологической ниши». Сегодня в мировой литературе доминирует представление о многомерной нише, которое было предложено Хатчинсоном (Hutchinson, 1965). Это представление основано на том, что экологическая ниша отражает всю совокупность факторов, которая воздействует на популяцию. Такая трактовка ниши чрезвычайно осложняет процесс ее практического изучения, так как ни в одном исследовании невозможно оценить всю совокупность факторов, воздействующих на популяцию. Возможен, однако, другой подход к совокупной оценке факторов, определяющих экологическую нишу. Так, по мнению Уатта (Watt, 1973), любой ресурс включает в себя пять переменных: пространство, время, вещество, энергию и разнообразие. Вместе с тем, Г. Ф. Гаузе (1935) своими классическими экспериментами показал, что, поддерживая определенную концентрацию вещества и энергии в определенном пространстве — времени и изменяя экологическое разнообразие, можно осуществлять формирование экологических ниш. Таким образом, экологическая ниша есть функция разнообразия, определяющая концентрацию вещества и энергии в конкретном пространстве — времени.

Экологи издавна связывают понятия «ниша» и «профессия». В силу этого существуют три подхода к характеристике ниши. Она может быть описана, во-первых, по совокупности ресурсов, преобразуемых формой жизни; во-вторых, совокупностью свойств форм жизни, обеспечивающих преобразование определенной совокупности ресурсов; в-третьих, ее можно описать, основываясь на результатах преобразования некой совокупности ресурсов.

Иными словами, нишу можно характеризовать по тому, что имеется «на входе», чем характеризуется сама система-преобразователь и что имеется «на выходе» из нее.

Следовательно, экологическую нишу можно характеризовать как по концентрации вещества и энергии в конкретном пространстве — времени, которые потребляет та или иная популяция, так и по концентрации вещества и энергии в самой популяции, или по концентрации вещества и энергии, возникающей в результате ее деятельности. При таком подходе увязка всей совокупности переменных ресурсов в единое целое не представляет серьезных трудностей.

Выше уже несколько раз отмечалось, что в методологическом плане необходимо осуществлять такую последовательность операций: от меры вещества идти к мере движения и от нее к единству меры вещества и движения. Количество вещества в неявном виде одновременно характеризует и количество энергии, заключенной в ней, а количество движения включает в себя и пространственную, и временну́ю характеристики. Поэтому, перемножая меры вещества и движения, мы увязываем четыре переменных ресурса в единое целое, а сопоставляя разные материальные объекты, мы тем самым охватываем и разнообразие. Выше также было показано, что анализ доступности семян и эффективной биомассы травянистого покрова позволил четко отдифференцировать трофические ниши трех видов мелких млекопитающих, т. е. в этом случае экологические ниши были охарактеризованы по тому, что имеется «на входе» в систему. Использование потенциальной квазиэнергии или квадратичных индексов дает возможность характеризовать экологическую нишу по свойствам самой системы. Нетрудно найти и третью характеристику ниши. Например, зная биомассу потребителя и отношение ее к биомассе пищи, можно, перемножив эти показатели, перейти к величине концентрации вещества и энергии, возникающей в результате жизнедеятельности потребителя.

Тесно связано с «экологической нишей» и понятие «емкость среды». И, если первое понятие имеет значение для выяснения места популяции того или иного вида в сообществе и ее отношения к совокупности ресурсов, то второе должно учитывать весь энергетический запас сообщества, преобразованный в ресурсы. Имеющиеся в литературе определения (Риклефс, 1979; Заика, 1981; Реймерс, Яблоков, 1982 и др.) либо не учитывают двойной регуляции в энергетике популяций, на что мы уже указывали, либо не включают всей совокупности взаимодействий организмов в сообществе и не содержат аспектов его структурной организации, позволяющих рассматривать сообщество в качестве экосистемы. Кроме того, важно подчеркнуть, что определения емкости среды в лучшем случае несут в себе количественные характеристики преобразованных ресурсов популяциями того или иного вида, входящими в сообщество, и не содержат необходимой оценки общего запаса энергии сообщества.

В результате взаимодействия энергетических явлений в пищевых цепях каждое сообщество приобретает определенную трофическую структуру, а поток энергии, проходящий через экосистему, служит наиболее подходящим показателем для сравнения любого компонента с другим и всех компонентов экосистемы между собой (Одум, 1975). Из этого положения вытекают количественный и качественный аспекты характеристики экосистемы, которые можно положить в основу определения понятия «емкость среды». Следовательно, под емкостью среды следует понимать способность экосистемы (сообщества) аккумулировать определенное количество энергии, преобразованной в ресурсы, необходимое для поддержания структурного разнообразия. Так как в экосистеме (сообществе) происходят потери энергии при переносе с одного трофического уровня на другой, то вещественно-энергетическая емкость каждого последующего уровня будет уменьшаться. Поэтому правомерно применение понятия «емкость среды» для каждого трофического уровня. Важно отметить, что подобная трактовка этого понятия включает в себя кроме структурного и функциональный аспект, так как позволяет по характеристике вещественно-энергетической емкости экосистемы (сообщества) и экологических ниш популяций отдельных видов, входящих в сообщество, оценивать степень их взаимодействия. Кроме того, такой подход открывает возможность по характеру использования ресурсов в экосистеме судить о стадии ее развития, что имеет большое значение для экологического прогнозирования и управления экосистемами.

Абеленцев В. И., Шевченко Л. С. Научные основы восстановления запасов зайца-русака на Украине и их эксплуатация.— Вестн. зоологии, 1975, № 5, с. 17—21.
Архипчук В. А. Размножение и постнатальное развитие зайца-русака : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1983.— 22 с.
Берестенников Д. С., Гизенко А. И., Самош В. М. Ондатра.— Киев : Наук. думка, 1969.— 90 с.
Болденков С. В., Панов Г. М. Современное состояние и перспективы воспроизводства бобров в УССР.— Тр. Воронеж. заповедника, 1976, т. 1, вып. 21, с. 54—58.
Булахов В. Л. Млекопитающие степных лесов и их значение.— Вопр. степного лесоведения и охраны природы, 1977, вып. 8, с. 138—143.
Вернадский В. И. Биогеохимические очерки.— М. : Изд-во АН СССР, 1940.— 250 с.
Волох А. М. Речной бобр Среднего Приднепровья и перспективы его хозяйственного использования : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1979.— 24 с.
Выскушенко А. П. Грызуны и насекомоядные осушаемых площадей Среднего Приднепровья : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1980.— 24 с.
Гайченко В. А. Некоторые систематические и экологические взаимоотношения двух близких видов серых полевок подрода Microtus Schrank : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1977.— 24 с.
Галака Б. А. Биологические основы организации охотничьего хозяйства в лесной и лесостепной зоне УССР : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1967.— 24 с.
Гаузе Г. Ф. Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях.— Зоол. журн., 1935, **14**, № 2, с. 243—270.
Гиляров М. С. Биогеоценология и агроценология.— В кн.: Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М. : Наука, 1980, с. 8—22.
Горбенко А. С. Сезонные изменения содержания жира в организме малого и крапчатого сусликов.— В кн.: Тез. докл. III съезда Всесоюз. териол. о-ва. М., 1982, т. 1, с. 25.
Горлинский В. А. Дикие копытные как источник повышения биологической продуктивности охотничьих угодий Украины.— В кн.: Интенсификация охотничьего хозяйства. Минск : Ураджай, 1975, с. 156—157.
Губкин А. А. Биотехнические мероприятия как средство повышения продуктивности охотничьих угодий. — Вопр. лесоведения и охраны природы, 1977, вып. 8, с. 144—150.
Гунчак Н. С. Питание дикой свиньи (Sus scrofa L.) в Украинских Карпатах.— Вестн. зоологии, 1980, № 5, с. 73—78.
Гурский И. Г. Питание и охотничьи повадки волка.— В кн.: Тез. докл. III съезда Всесоюз. териол. о-ва. М., 1982, т. 1, с. 180—181.
Дулицкий А. И., Кормилицин А. А. Муфлон европейский (Ovis musimon Pall.) в Крыму.— Вестн. зоологии, 1970, № 4, с. 25—29.
Евтушевский Н. Н. Размножение оленя пятнистого в условиях Среднего Приднепровья.— Вестн. зологии, 1974, № 4, с. 23—28.
Евтушенко Е. Х. О формировании фауны мышевидных грызунов нарушенных земель.— В кн.: Материалы V Всесоюз. совещ. по грызунам. М. : Наука, 1980, с. 404—405.
Ельский Г. М. Олени Украинских Карпат и их роль в биогеоценозах горных лесов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Ивано-Франковск, 1970.— 21 с.
Заика В. Е. Емкость среды — содержание понятия и его применение в экологии.— Экология моря, 1981, вып. 7, с. 3—9.
Золотухина С. И. Динамика биохимических и энергетических показателей общественной полевки степной зоны УССР.— Вестн. зоологии, 1983, № 1, с. 64—67.
Іваненко І. Д. Матеріали до вивчення біоценозів заповідного степу Асканія-Нова. (Про ценотичні системи хребетних тварин). — Праці Харків. зоо-біол. Ін-ту, 1936, с. 217—229.
Іваненко І. Д. Microtus socialis Pall. як основний компонент ценоза Присивашського степу.— Наук. зап/ Херсон. пед. ін-т, 1940, № 1, с. 149—173.
Издебский В. М. Грызуны Нижнего Приднепровья (фауна, экология, практическое значение): Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Херсон, 1965.— 24 с.
Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации.— Журн. общ. биологии, 1946, **7**, № 6, с. 417—434.
Калабухов Н. И. Периодические (сезонные и годичные) изменения в организме грызунов, их причины и последствия.— Л. : Наука, 1969.— 249 с.
Карпенко А. В. Биоэкологическое обоснование системы мероприятий защиты леса от вредного влияния косули в лесах левобережной лесостепи УССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Харьков, 1966.— 21 с.
Копеин К. И., Подласая А. И., Выскушенко А. П. Мышевидные грызуны лесных биотопов Житомирского Полесья.— В кн.: Тез. докл. III съезда Всесоюз. териол. о-ва. М., 1982, т. 1, с. 221—222.
Кормилицина В. В. Экология желтогорлой и лесной мышей горно-лесного Крыма: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1975.— 27 с.
Корнєєв О. П. Мисливські звірі України.— К.: Т-во поширення політ. і наук. знань УРСР, 1960.— 44 с.
Корчинский А. В. Желтогорлая и полевая мыши Закарпатья : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1980.— 21 с.
Крайнев Е. Д. Охотничьи животные Украины, пути их охраны и рационального использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1971.— 41 с.

Крочко Ю. И. Морфологические и эколого-физиологические особенности популяций большой ночницы и обыкновенного длиннокрыла Закарпатской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1970.— 27 с.
Крыжановский В. И. О хозяйственно целесообразной плотности популяций копытных в лесных угодьях.— В кн.: Естественная производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР. Киров, 1969, ч. 2, с. 133—135.
Лобков В. А. Особенности биологии и практическое значение крапчатого суслика в северо-западном Причерноморье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Минск, 1980.— 19 с.
Мясоедова О. М., Куренная М. И. Роль ондатры в прибрежных экосистемах степной зоны Приднепровья.— В кн.: Тез. докл. III съезда Всесоюз. териол. о-ва. М., 1982, т. 1, с. 256.
Наумов Н. П. Теоретические основы и принципы экологии.— В кн.: Современные проблемы экологии. Докл. V Всес. экол. конф. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1973, с. 3—20.
Одум Ю. Основы экологии.— М. : Мир, 1975.— 744 с.
Пантелеев П. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих.— М. : Наука, 1983.— 271 с.
Підоплічко І. Г. Шкідливі гризуни правобережного лісостепу та значення окремих груп у сільському господарстві.— К. : Київ. крайова с.-г. дослід. ст. Відділ ентомології, 1930, вип. 63, 107 с.
Пилявский Б. Р. Питание, активность и миграции мышевидных грызунов в субальпийском поясе Украинских Карпат (Черногора): Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1967.— 25 с.
Полушина Н. А. Антропогенные сукцессии населения мелких млекопитающих полонин Украинских Карпат.— В кн.: Тез. докл. III съезда Всесоюз. териол. о-ва, М., 1982, т. 1, с. 129—130.
Разумовский Б. И. Способы питания фитофагов и их влияние на фитоценозы.— В кн.: Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов. Днепропетровск, 1978, с. 242—243.
Рева А. А., Доценко Л. В. Энергетическая оценка трофических связей массовых видов грызунов в лесных биогеоценозах Присамарья.— В кн.: Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов. Днепропетровск, 1978, с. 121—122.
Реймерс Н. Ф., Яблоков А. В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы.— М. : Наука, 1982,— 145 с.
Риклефс Р. Основы общей экологии.— М. : Мир, 1979.— 424 с.
Рогатко И. В. Морфо-физиологическая изменчивость обыкновенной и общественной полевок: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1968.— 30 с.
Рудышин М. П. Биогеоценотическая роль грызунов-фитофагов в экосистемах Карпат.— В кн.: Биогеоценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование. Киев : Наук. думка, 1978, с. 49.
Салганский А. А. Одомашнивание копытных в СССР: Автореф. дис. ... докт. биол. наук.— Киев, 1967.— 49 с.
Самарский С. Л., Новиков В. В., Выскушенко А. П., Кислых Т. А. Сравнительный анализ морфологических признаков обыкновенных полевок из разных популяций Среднего Приднепровья.— В кн.: Материалы V Всесоюз. совещ. по грызунам. М. : Наука, 1980, с. 110—111.
Сахно И. И. Слепушонка (Ellobius talpinus Pall.) на Ворошиловградщине.— Вестн. зоологии, 1971, № 5, с. 65—69.
Свириденко П. А. Мышевидные грызуны и защита от них урожая, запасов продуктов и древесных культур.— Киев : Изд-во АН УССР, 1953.— 247 с.
Свириденко П. А., Гиренко Л. Л. Значение обонятельного рецептора при разыскании грызунами корма.— Тр. Ин-та зоологии, 1951, **6**, с. 94—116.
Свириденко П. А., Нашиванко Е. М. Реакция мышевидных грызунов на вещества, обладающие сильным неприятным запахом.— Там же, с 117—126.
Сокур И. Т. Очередные задачи в изучении экологии млекопитающих Украины.— Вестн. зоологии, 1967, № 1, с. 23—26.
Сокур И. Т. Массовые размножения серых полевок в агроценозах Украины и стратегия их предупреждения.— Вестн. зоологии, 1982, № 2, с. 3—7.
Сологор Е. А. Эколого-физиологические особенности рукокрылых Среднего Приднепровья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1973.— 26 с.
Татаринов К. А. Фауна хребетних заходу України : Екологія, значення, охорона.— Львів, 1973, 255 с.
Турянин И. И. Звери советских Карпат, их хозяйственное и зоопаразитологическое значение: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— Киев, 1972.— 40 с.
Филипчук Н. С. Морфо-физиологические особенности популяций малых и крапчатых сусликов степной и лесостепной зон Украины : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1976.— 25 с.
Францевич Л. И. Обработка результатов биологических экспериментов на микро-ЭВМ «Электроника Б3-21» : Программы и программирование. — Киев : Наук. думка. 1980.— 91 с.
Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции.— М. : Наука, 1980.— 280 с.
Шевченко Л. С. Особенности размножения Lepus europaeus Pall. на территории Украины.— В кн.: Реф. докл. I Междунар. териол. конгр. М. : ВИНИТИ, 1974, т. 2, с. 334—335.

Шевченко Н. Т. Эколого-физиологические особенности популяций серой полевки степной и лесостепной зон Украины : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1969.— 23 с.
Alee W. C., Emerson A. E., Park O. et al. Principles of animal ecology.— Philadelphia : Saunders, 1949.— 837 p.
Dehnel A. Studies on the genus Sores L.— Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. C., 1949, **4**, N 2, p. 17—102.
Golley F. B., Ryszkowski L., Sokur I. T. The role of small mammals in temperate forests, grasslands and cultivated fields.— In: Small mammals : Their productivity and population dynamics / Eds F. B. Golley et al. Cambridge : Univ. press, 1975, p. 223—241.
Hutchinson G. E. The niche: an abstractly inhibited hypervolume.— In: The ecological theatre and the evolutionary play. New Haven (Conn.) : Yale Univ. press, 1965, p. 26—78.
Johnston R. F., Fleischer R. C. Overwinter mortality and sexual size dimorphism in the house sparrow.— Auk, 1981, **98**, N 3, p. 503—511.
McNab B. K. Food habits, energetics and the population biology of mammals.— Amer. Naturalist, 1980, **116**, N 1, p. 106—124.
Watt K. E. F. Principles of environmental science.— New York : McGraw-Hill, 1973.— 319 p.
Ziolko M., Kozlowski J. Evolution of body size: an optimization model.— Math. Biosci., 1983, **64**, N 1, p. 127—143.

Киевский университет им. Т. Г. Шевченко,
Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР

Получено 9.01.1984

ЗАМЕТКИ

К номенклатуре хищнецов (Heteroptera, Reduviidae). *Microstemmatodes* Putshkov, nom. n. pro *Microstemma* Signore, 1858 non Motschulsky, 1857 (Coleoptera); *Monicacoris* Putshkov, nom. n. pro *Monica* Villiers, 1975, non Adams, 1855 (Mollusca); *Paragylloides* Putshkov, nom. n. pro *Paragylla* Miller, 1959 non Hampson, 1900 (Lepidoptera); *Pseudolopodes* Putshkov, nom. n. pro *Pseudolopodites* Villiers, 1958 non Schouteden, 1957 (Heteroptera); *Sphalerocoroides* Putshkov, nom. n. pro *Sphalerocoris* Miller, 1952 non Flor, 1860 (Heteroptera); *Villiersiana* Putshkov, nom. n. *Villiersia* Schouteden, 1952 non d'Orbigny, 1837 (Coleoptera).

Caunus Stal, 1866, nom. valid. pro *Argolis* Stal, 1861 non Boisduval, 1836 (Lepidoptera); *Belemnocoris* Miller, 1952, nom. valid. pro *Adra* Schouteden, 1951 non Walker, 1963 (Lepidoptera); *Thelocoris* Mayr, 1866, nom. valid. pro *Agylla* Stal, 1866 non Walker, 1954 (Lepidoptera).

Ранг рода придается *Ulocleptes* Breddin, 1903, stat. n. (*Tetroxia* subg.— S.-B. Ges. Nat. Fr., 3: 120), типовой вид: *Ulocleptes spurca* Bredin, 1903, Новая Гвинея, по монотипии.— **В. Г. Пучков** (Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР, Киев).

Tremblaya Trjapitzin, nom. n. pro Silvestria Trjapitzin, 1972 (Insecta, Hymenoptera, Encyrtidae) (В кн.: Хозяино-паразитные отношения у насекомых.— Л. : Наука.— с. 37) non *Silvestria* Verhoeff, 1895 (Myriapoda) (Zool. Anz., **18**: 205). Новое название дано в честь известного специалиста по паразитическим перепончатокрылым Э. Тремблая (Prof. E. Tremblay, Instituto di Entomologia Agraria, Portici, Napoli, Italia), любезно указавшего на эту омонимию. В роде три африканских вида: *T. ceroplastae* (Risbec, 1954), comb. n., *T. minor* (Silvestri, 1915), comb. n. и *T. oleae* (Silvestri, 1915), comb. n.— **В. А. Тряпицын** (Зоологический институт АН СССР, Ленинград).

Новый для фауны СССР сверчок — *Parapteronemobius sazanami* **Furukawa (Orthoptera, Gryllidae)** найден на о. Кунашир: 8 ♂, 11♀, 15 личинок, Алехино, 6—12.08.1984 (А. Горохов). Ранее был известен из Японии. Сверчки держатся среди валунов и выброшенных водорослей на берегу моря, только вблизи потоков термальных вод; будучи бескрылыми, они способны быстро бегать по камням, но прыгают лишь в крайнем случае. Активны ночью, днем обычно прячутся.— **А. В. Горохов** (Зоологический институт АН СССР, Ленинград).